УДК 591.423/424:591.3:599.53

Б. А. Слука

РАННИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ ЛЕГКОГО У НЕКОТОРЫХ ЗУБАТЫХ КИТООБРАЗНЫХ

Водные млекопитающие, будучи вторичноводными животными, сохранили легочный тип дыхания, характерный для наземных видов. Однако адаптация к водному образу жизни обусловила необходимость специализации и перестройки ряда важнейших систем организма и, в первую очередь, системы органов дыхания, которая характеризуется рядом специфических особенностей (Lacoste, Baudrimont, 1926; Wislocki, 1942; Клейненберг, 1956; Яблоков, 1961; Slijper, 1962; Берзин, 1971; Нестеров, Шапунов, Матишева, 1971; Ridgway, 1972; Kooyman, 1973 и др.). Несмотря на то, что морфологические проявления адаптации легкого к водному образу жизни выявлены, ранний эмбриогенез органа не изучен. В литературе имеются лишь описания отдельных зародышей кашалота, включающие и описание органов дыхания (Голуб, Леонтюк, Новиков, 1968, 1970). Вместе с тем, изучение особенностей и закономерностей эмбрионального развития легких у морских млекопитающих может способствовать пониманию ряда адаптивных черт строения, их происхождения и функции.

Материал и методы. Изучали ранний эмбриогенез легких у кашалота (*Physeter catodon* L.) и черноморской афалины (*Tursiops truncatus ponticus* Barabash). Материалом послужили 20 серий срезов эмбрионов кашалота длиной от 8,5 до 360 мм и 13 серий срезов эмбрионов дельфина длиной от 23,6 до 112 мм, а также отдельные легкие крупных плодов и новорожденных дельфинов от 280 мм до 123 см длины. Материал фиксирован в 10 %-ном нейтральном формалине. Эмбрионы залиты в парафин и порезаны на серии срезов толщиной 15—20 мкм с последующей окраской гематоксилин-эозином, азановым методом Гейденгайна, по Харту, а также на выявление мукополисахаридов (ШИК-реакция и сочетанная реакция ШИК-Хейла) и белков. Ряд зародышей тотально импрегнирован солями азотнокислого серебра по Бильшовскому-Буке. Срезы толщиной 5—7 мкм из отдельных органов крупных плодов окрашены теми же методами.

Результаты исследования. У зародышей кашалотов 8,5 мм длины каудальный конец дыхательной трубки разделен на два бронха, заканчивающихся эпителиальными почками, которые погружены в примордиальные мезенхимные закладки легких. У зародышей кашалота 13—19 мм длины в закладке легких появляются бронхи 3-го порядка (рис. 1, *а*). Все бронхи выстланы многорядным эпителием. Эмбрион дельфина длиной 23,6 мм характеризуется наличием бронхов четвертой генерации и началом формирования фиброзно-хрящевой оболочки: под многорядным эпителием определяются сгущения клеток мезенхимы (рис. 1, *б*). Закладку легкого пронизывает сеть кровеносных сосудов, сопровождающих разветвления бронхиального дерева.

У зародыша кашалота длиной 35—36 мм (дельфина 46 мм) бронхиальное дерево усложняется (рис. 1, *в*). Эпителий крупных бронхов собирается в складки, что связано с развитием в бронхиальной стенке гладкой мышечной ткани. Слой мышечных элементов определяется и в бронхах 4—5-го порядков. Постепенно (дельфин длиной 55 мм) мезенхимная закладка легкого начинает интенсивно накапливать кислые мукополисахариды, в ней выявляется мощный остов аргирофильных волокон. Зародыш кашалота этой же длины отличается началом дифференцировки хрящевых колец в бронхах. В главных бронхах они образованы прехондральной тканью; бронхи 2-го порядка имеют закладки неполных мезенхимных колец. У зародышей дельфина длиной 63 и 72 мм, кашалота длиной 72 и 85 мм среди интрапульмональных бронхов можно выделить три группы, различающиеся по степени дифференциации бронхиальной стенки (рис. 1, *г*). Наиболее крупные бронхи содержат закладки колец из прехондральной ткани. Вторую группу составляют бронхи, в которых хрящевые кольца образованы мезенхимными закладками. К третьей группе относятся мелкие бронхи, образованные только эпителием с подлежащим слоем миобластов. Все бронхи выстланы многорядным эпителием.

У зародышей дельфина длиной 82 мм процесс дифференцировки хрящевых элементов бронхиального дерева распространяется дистальнее:

закладки хрящевых колец в бронхах 1—2-го порядков представлены прехондральными элементами с признаками основного вещества, в то время как в бронхах 3-го порядка они еще образованы сгущением мезенхимы. Мелкие бронхи выстланы двухрядным эпителием. У зародышей кашалота длиной 105 мм количество генераций бронхиального дерева увеличивается, и процесс созревания хрящевых закладок распространяется в бронхи 3—4-го порядков. У зародышей дельфина длиной

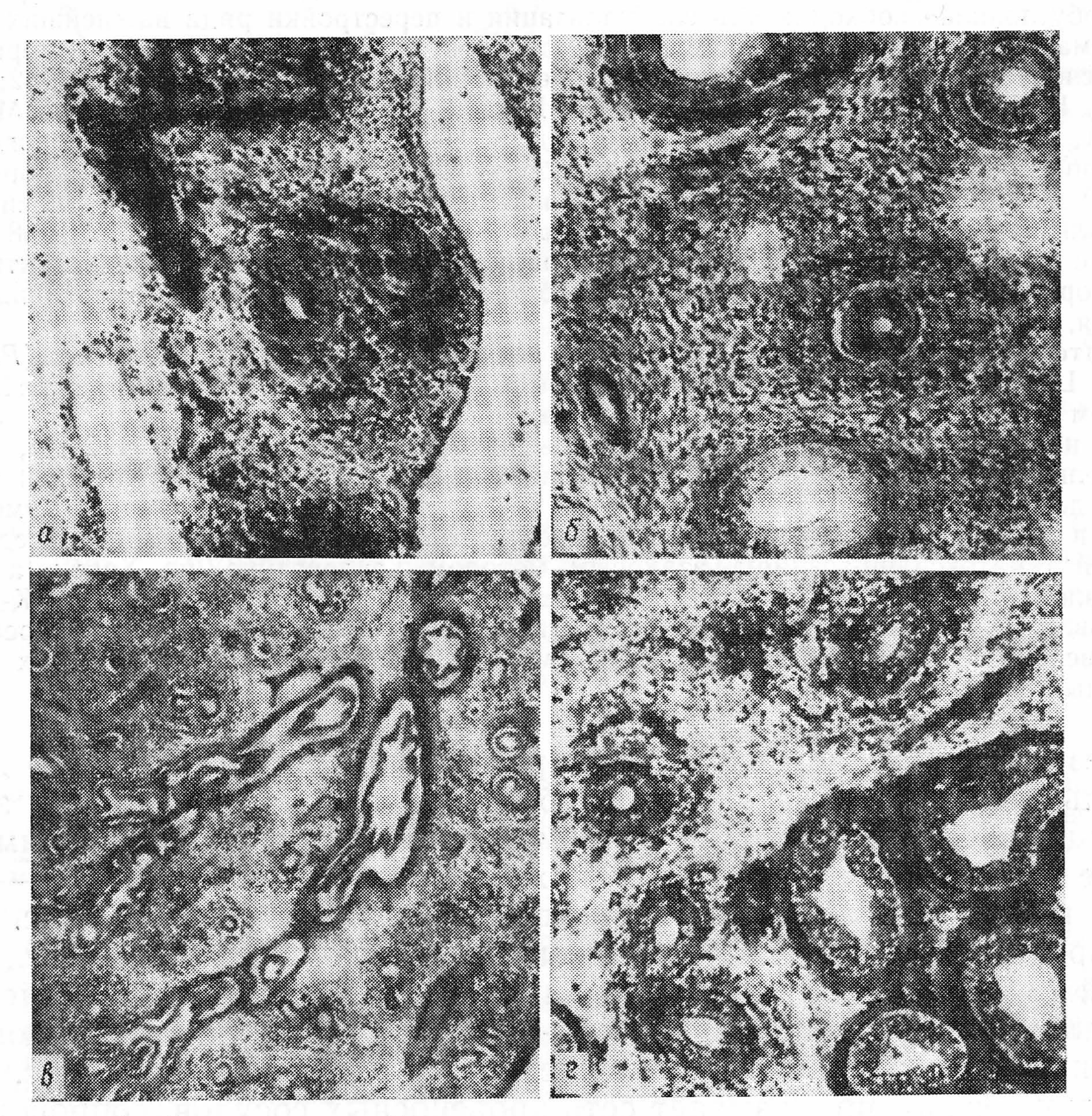


Рис. 1. Формирование бронхиального дерева легкого в раннем эмбриогенезе кашалота и дельфина:

а — кашалот 13 мм длины; *б* — дельфин 23,6 мм; *в* — дельфин 46 мм; *г* — дельфин 63 мм (*а, в* — гематоксилин-эозин; *б* — ШИК-реакция; *г* — Бильшовский-Буке; а, б, *г* — об. 9, ок. 5; *в* — об. 4,5; ок. 5).

112 мм и кашалота длиной 151 мм бронхи 1—2-го порядков имеют хрящевые кольца, образованные эмбриональным хрящом. В бронхах 3-го порядка закладки хрящевых колец еще неполные, образованы прехондральной тканью. Фиброзно-хрящевая оболочка этих бронхов содержит и гладкомышечные клетки. В мелких бронхах хрящевые закладки образованы сгущением мезенхимы; между эпителием и хрящом расположена мышечная оболочка (рис. 2, *б*), являющаяся основой для образования мышечно-эластических сфинктеров.

В главных и долевых бронхах плодов кашалота длиной 280—320 мм можно выделить слизистую, подслизистую, фиброзно-хрящевую и адвентициальную оболочки. В средних и мелких бронхах оформлена мышечная оболочка (рис. 2, *в, д*). Мышечный слой сформирован и в бронхиолах. В слизистой оболочке развито мощное сосудистое сплетение. У плодов дельфина длиной 280 мм впервые определяется закладка респираторных отделов легкого (рис. 3, *а*): появляются полости различной величины в виде пузырьков, выстланных кубическим эпителием (будущие альвеолы). Межальвеолярные перегородки широки (20—

30 мкм) и заполнены множественными сетями кровеносных сосудов. Артериальные сосуды легкого содержат эластические волокна в виде одиночных мембран. Эластических элементов в соединительной ткани еще нет. У плодов кашалота длиной 360 мм, дельфина — 370 мм процесс «охрящевания» захватывает почти все бронхиальное дерево, и только самые мелкие бронхи хряща не содержат. Респираторный отдел легкого характеризуется небольшим увеличением количества альвеол. В соеди-

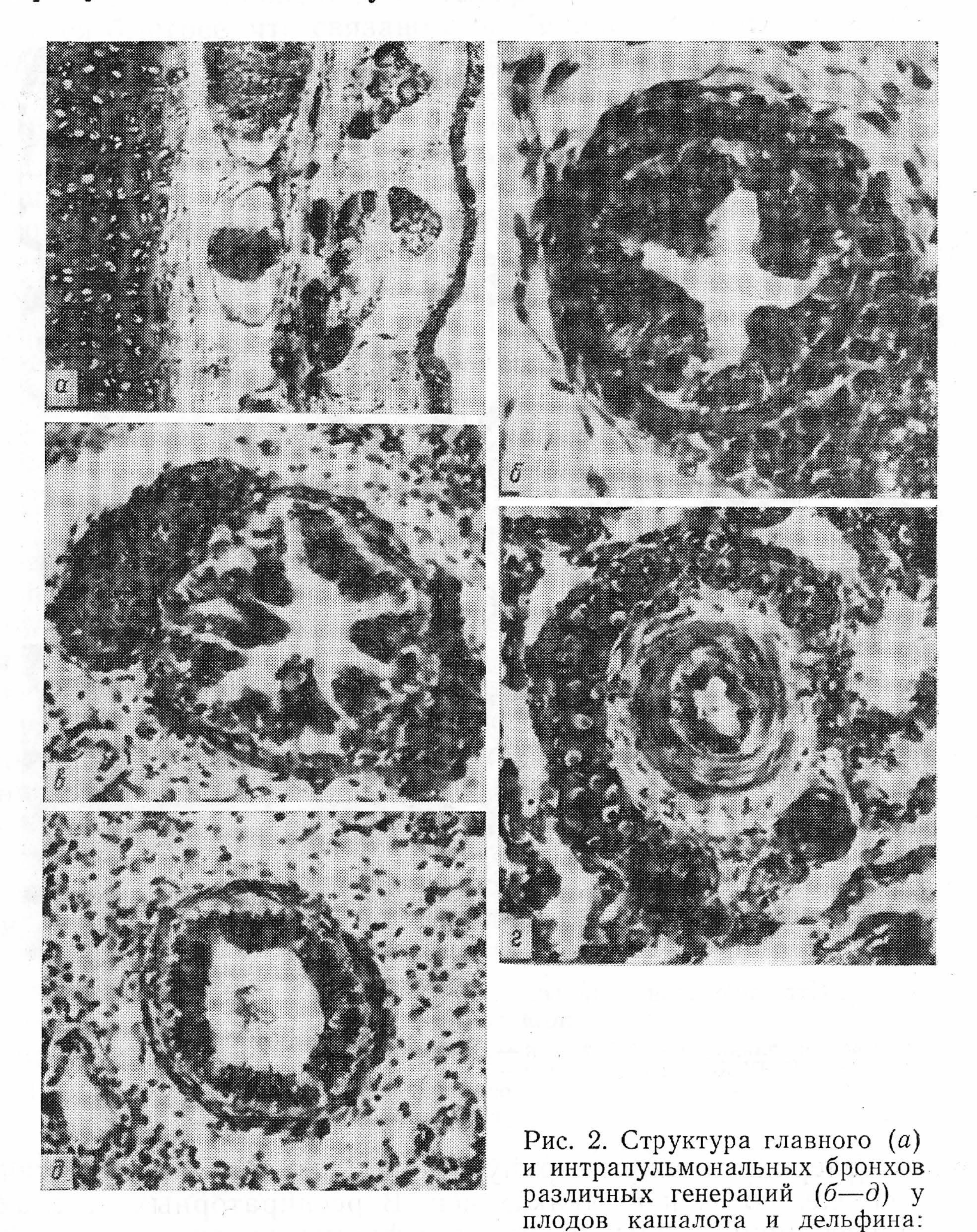


Рис. 2. Структура главного (*а*) и интрапульмональных бронхов различных генераций (*б—д*) у плодов кашалота и дельфина:
а — дельфин 110 см длины; *б* — кашалот 151 мм; *в, д* — кашалот 280 мм; *г* — дельфин 123 см (*а, в, г* — азан; *б, д* — гематоксилин-эозин; *а* — об. 9, ок. 5; *б—г* — об. 20, ок. 5).

нительной ткани легкого появляются эластические волокна. Межальвеолярные перегородки содержат сформированную двойную капиллярную сеть, присущую водным млекопитающим.

Незадолго до рождения (плоды 100—110 см длины) главные бронхи дельфина имеют сформированную стенку (рис. 2, *а*). Слизистая оболочка этих бронхов выстлана многорядным эпителием. Подэпителиальная соединительная ткань содержит мощный каркас из продольно ориентированных эластических волокон. Развиты слизистое и подслизистое кровеносные сплетения, лежащие в несколько ярусов и состоящие из сосудов лакунарного типа. По протяжению крупных бронхов определяются закладки бронхиальных желез, клетки которых накапливают

секрет, содержащий кислые мукополисахариды. Средние и мелкие бронхи желез не содержат. Фиброзно-хрящевая оболочка жесткой конструкции. Крупные бронхи образованы эмбриональным хрящом с небольшим количеством основного вещества и изогенных групп клеток. В терминальных отделах бронхиального дерева (до респираторных бронхиол) хрящевые закладки имеют прехондральную структуру. Во всех крупных бронхах развит эластический каркас. Множественные эластические

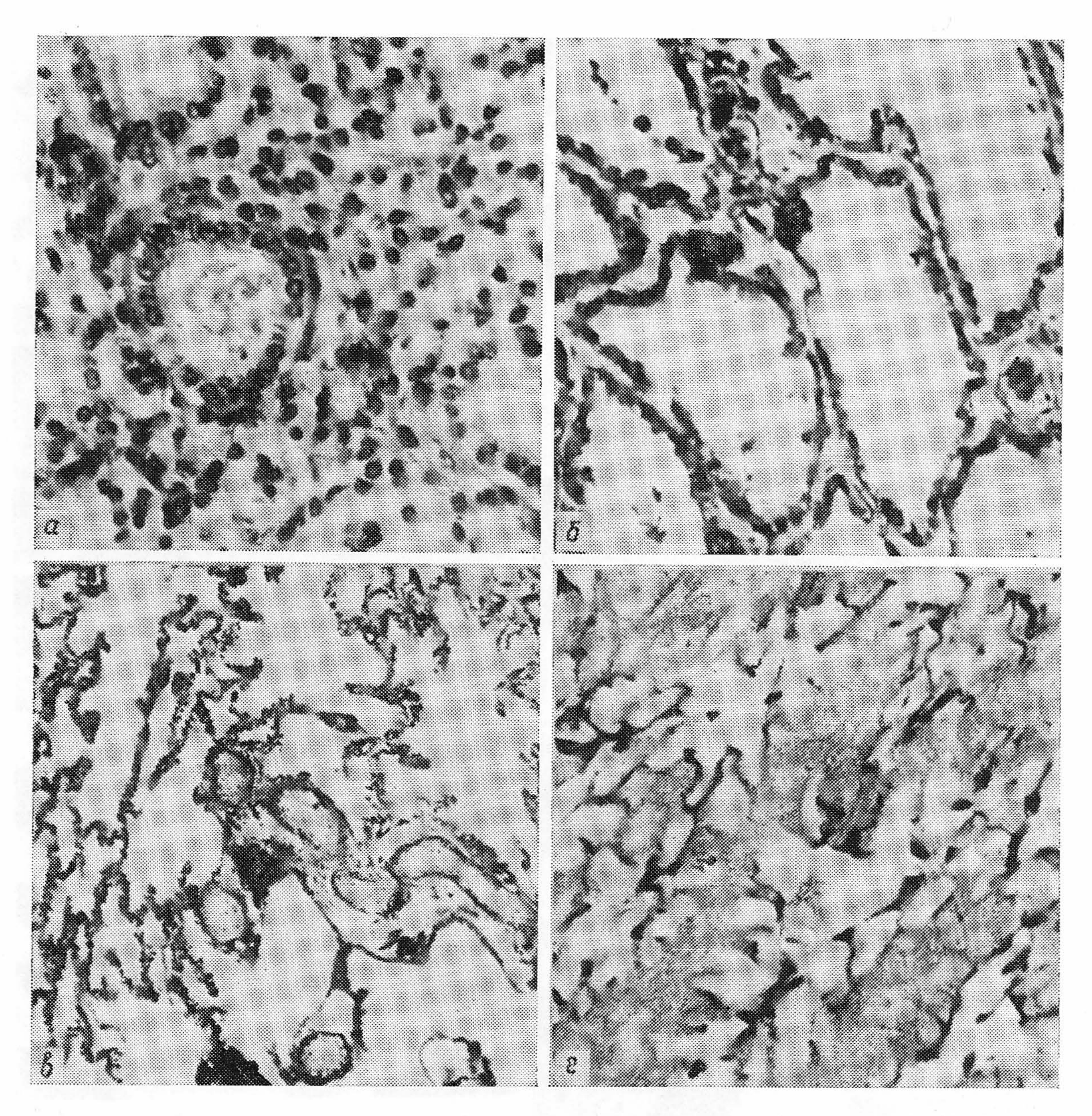


Рис. 3. Строение альвеолярных отделов легкого в позднем эмбриогенезе дельфина:

а — 280 мм длины; *б* — 100 см; *в* — 110 см; *г* — 123 см (*а* — гематоксилин-эозин; *б* — ШИК-Хейла; *в* — азан; *г* — Харта; *а, б* — об. 20, ок. 5; *в, г* — об. 9, ок. 5).

мембраны содержат также интрапульмональные артерии; эластические волокна определяются и в стенках вен. В респираторных отделах различимы альвеолярные ходы мешотчатой формы, заканчивающиеся формирующимися альвеолами (рис. 3, *в*), которые, однако, еще невелики, спавшиеся. Межальвеолярные перегородки становятся тоньше, минимальная толщина их составляет 5—8 мкм; они содержат двойную капиллярную сеть (рис. 3, *б*), окружающую альвеолы. Легкое новорожденного дельфина (123 см длины) отличается сформированными альвеолярными ходами, множеством открытых альвеол с более развитым эластическим каркасом. В устьях альвеол локализованы эластические кольца (рис. 3, *г*). Респираторные бронхиолы имеют мощные мио-эластические сфинктеры (рис. 2, *г*).

Обсуждение результатов. Характерным в эмбриогенезе легкого у водных млекопитающих, также как и у наземных животных, является раннее формирование бронхиального дерева; развитие и дифференцировка респираторных отделов сдвинута на поздний этап эмбрионального развития. В дифференцировке бронхиальной стенки выявляется кранио-

каудальный градиент, отражающий последовательность закладки отдельных генераций бронхиального дерева. Хрящевые элементы в стенках бронхов выявляются вначале в виде незамкнутых колец, но постепенно становятся полными. Хрящевая ткань содержится во всех отделах бронхиального дерева, включая респираторные бронхиолы, что обуславливает *жесткую конструкцию бронхиального дерева уже в раннем эмбриогенезе*. У кашалота по сравнению с дельфином жесткий скелет бронхов формируется быстрее, что связано с особенностями его экологии.

Бронхиальные железы в эмбриогенезе развиты только в стенках крупных бронхов. Это, видимо, отражает общее эволюционное направление, отмеченное Антипчуком, Соболевой (1976) и выражающееся в слабом развитии железистого аппарата органов дыхания водных млекопитающих в связи с особенностями их механизмов терморегуляции.

Интраорганные кровеносные сосуды легкого являются сосудами эластического типа. В них довольно рано выявляется система эластических мембран, встречающихся не только в артериях, но и в венах. Это обеспечивает упругость сосудов, увеличивает прочность, что препятствует спаданию их стенок при погружении животного. Вместе с тем, кровеносные сосуды межуточной ткани и крупных бронхов формируют многоярусные сосудистые сплетения синусоидного типа, создающие в органе возможность замедленного тока крови и способствующие ее депонированию. Такое приспособление может рассматриваться как механизм, обеспечивающий согревание воздуха, поступающего в проводящие отделы легкого. Belanger (1940) считает, что артериолы и венулы легкого представляют часть системы терморегуляции водных животных. С другой стороны, наличие застойного кровотока в легких способствует лучшей утилизации кислорода и питательных веществ тканями в процессе газообмена. Коржуев (1971) показал, что водные животные полнее используют кислород крови по сравнению с наземными видами. Более того, поскольку возбудимость дыхательного центра китообразных к содержанию CO_2 снижена и зависит от парциального давления кислорода в крови (Irving, 1939; Крепс, 1941), раннее развитие сосудистых сетей лакунарного типа в легких становится понятным.

Соединительная ткань легкого содержит мощный аргирофильный остов и сильно развитую систему эластических волокон, придающих прочность и эластичность органу в целом (жесткая конструкция мягкого остова легких). Такая адаптивная особенность, отмеченная Renzoni (1960), Engel (1966), Берзиным (1971) и др. у взрослых животных, формируется в эмбриогенезе довольно рано, что необходимо для противодействия гидравлическому давлению при погружении животного и возможного сдавления респираторных отделов. Система мио-эластических сфинктеров в мелких бронхах и бронхиолах начинает выявляться у зародышей длиной 63 мм и к моменту рождения тоже оказывается сформированной.

Межальвеолярные перегородки до рождения остаются довольно толстыми, с большим содержанием межуточной ткани. Murata (1951) отмечает, что у взрослого кашалота толщина их достигает 60 мкм. У малых китов — 20—30 мкм (Belanger, 1940). При такой толщине межальвеолярной перегородки и особенностях ее строения (наличие плотных пучков коллагеновых и эластических волокон) тип кровоснабжения и газообмена, свойственный высшим формам наземных млекопитающих, оказывается недостаточным. Поэтому при формировании альвеолярных отделов легкого в эмбриогенезе идет образование двойной капиллярной сети, окружающей альвеолы, что сближает строение альвеолярных перегородок водных млекопитающих со строением их у двоякодышащих рыб, некоторых хвостатых земноводных, бесхвостых амфибий и пресмыкающихся. На этом основании Антипчук, Гибрадзе (1973) считают, что переход в водную среду и относительное ее постоянство способствовали сохранению у китообразных древних признаков строения капиллярного

русла легких. Мы полагаем необходимость сохранения такой системы капилляров вследствие большой толщины межальвеолярных перегородок, затрудняющей процессы диффузии газов. Двойная капиллярная сеть способствует замедлению тока крови и, наряду с другими механизмами, облегчает процесс диффузии, обеспечивая тем самым более полное поглощение кислорода крови. К моменту рождения в респираторных отделах складывается и система эластических колец в устьях альвеол, позволяющая изменять величину просвета входа в альвеолу. Дальнейший процесс дифференцировки альвеолярных отделов легкого связан, вероятно, с включением органа в функциональную деятельность.

Антипчук Ю. П., Гибрадзе Т. А. К сравнительной морфологии кровеносных сосудов легких.— Тбилиси : Мецниереба, 1973.— 195 с.
Антипчук Ю. П., Соболева А. Д. Эволюция респираторных систем. — Новосибирск : Наука, 1976.— 206 с.
Берзин А. А. Кашалот.— М. : Пищевая промышл., 1971.— 368 с.
Голуб Д. М., Леонтюк А. С., Новиков И. И. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 8,5 мм длины.— Зоол. журн., 1968, № 3, с. 739—747.
Голуб Д. М., Леонтюк А. С., Новиков И. И. Материалы по эмбриологии китообразных. Зародыш кашалота 14,5 мм длины.— Тр. АтлантНИРО, 1970, **29**, с. 111—137.
Клейненберг С. Е. Особенности дыхания китообразных.— Усп. совр. биол., 1956, **41**, № 3, с. 366—380.
Коржуев П. А. Проблема резервов кислорода в организме водных млекопитающих.— Тр. АтлантНИРО, 1971, **39**, с. 205—211.
Крепс Е. М. Особенности физиологии ныряющих животных.— Усп. совр. биол., 1941, **14**, № 3, с. 454—464.
Нестеров Е. Н., Шапунов В. М., Матишева С. К. К анатомии и гистологии легких дельфина-белобочки.— Тр. Крым. мед. ин-та, 1971, **46**, с. 95—98.
Яблоков А. В. Функциональная морфология органов дыхания зубатых китообразных.— Тр. Совещ. ихтиологич. комиссии АН СССР, 1961, вып. 12, с. 79—86.
Belanger L. F. A study of the histological structure of the respiratory portion of the lunge of aquatic mammals.— Amer. J. Anat., 1940, **67**, N 3, p. 437—491.
Engel S. The respiratory tissue of the Blue whale and the Fin whale.— Acta Anat., 1966, **65**, p. 381—390.
Irving L. Respiration in diving mammals.— Physiol. Rev., 1939, **19**, N 1, p. 112—134.
Kooyman G. L. Respiratory adaptations in marine mammals.— Amer. Zool., 1973, **13**, N 2, p. 457—468.
Lacoste A., Baudrimont A. Sur quelques particularites histologiques du poumon du Dauphin.— Bull. Stat. Biol. Arachon, 1926, **23**, N 2, p. 87—140.
Mammals of the sea / Ed. Ridgway S. H. Biology and medicine. Springfield, Illinois, 1972.— 894 p.
Murata T. Histological studies on the respiratory portions of the lung of Cetacea.— Scient. Repts. Whales Res. Inst., 1951, **6**, N 1, p. 35—47.
Renzoni A. Sul polmone del delfino.— Arch. Zool. Ital., 1960, **45**, p. 343—364.
Slijper E. J. Whales. London : Hutchinson, 1962.— 475 p.
Wislocki G. B. The lungs of Cetacea with special reference to the harbor porpoise (Ph. phocaeba).— Anat. Rec., 1942, **84**, p. 171—193.

Минский медицинский институт Получено 18.10.82

УДК 591.422:599.532

А. П. Мангер

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРТАНИ КАШАЛОТА

Морфологические особенности респираторного аппарата зубатых китообразных, в частности кашалотовых, связаны прежде всего с необходимостью надежной защиты легких от попадания в них воды. В ряду анатомических образований, выполняющих функцию замыкания дыхательных путей при погружении на значительные глубины, ведущая роль принадлежит гортани.

Тем не менее в имеющейся литературе до настоящего времени не нашли глубокого отражения структуры гортани, обеспечивающие осуществление таких важных функций как дыхательная, рефлекторно-замыкательная и звукообразовательная. Среди весьма ограниченного числа публикаций по морфологии гортани зубатых китообразных (Wat-